N° 33. **P. Tardent**[1] und **F. Stössel**. — Die Mechanorezeptoren der Polypen von *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* und *Cladonema radiatum* (Athecata, Capitata). (Mit 5 Textabbildungen)

Zool. Institut, Universität Zürich

1. Einleitung

Die Polypen von *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* und *Cladonema radiatum* reagieren ausserordentlich rasch und heftig auf Berührungsreize oder auf Vibrationen, die in unmittelbarer Nähe der Polypen erzeugt werden. Besonders empfindlich auf Berührungsreize sind die an der Basis der Polypen in einem Kranz angeordneten filiformen Tentakel (Stössel und Tardent, 1971). Werden diese mit einer feinen Glasnadel nur leicht berührt, beugt sich der distale Abschnitt des Polypen reflexartig in Richtung der Reizquelle. Diese Reaktion erfolgt bei *Coryne pintneri* so rasch, dass es dem Experimentator meist nicht gelingt, das Instrument, mit dem der Reiz gesetzt wurde, dem Zugriff der geknöpften, mit Nematocyten bewehrten Tentakel zu entziehen (Stössel und Tardent, 1971). Diese Beobachtung bestärkte uns in der Vermutung, dass die filiformen Tentakel mit wirksamen Mechanorezeptoren ausgerüstet sein müssen.

Bei Hydroidpolypen konnten mit Hilfe des Elektronenmikroskops Zellen gefunden werden, deren strukturelle Eigenarten Rezeptoreigenschaften vermuten lassen (Lentz, 1966), aber es war bis heute nicht möglich, diesen Zellen eine eindeutige Funktion zuzuordnen. Bei den vermuteten Rezeptoren der filiformen Tentakel der drei obengenannten Arten, muss es sich aber — wie aus dem Verhalten geschlossen werden darf — mit grösster Wahrscheinlichkeit um Mechanorezeptoren handeln. Es schien uns deshalb wünschenswert, mit licht- und elektronenoptischen Methoden nach diesen Sinneszellen zu suchen und deren Struktur so weit als möglich zu charakterisieren.

2. Material und Methode

Angaben über Herkunft und Haltung der drei untersuchten Arten wurden in einer anderen Arbeit gemacht (Stössel und Tardent, 1971). Für die Unter-

[1] Diese Arbeit wurde mit Unterstützung des „Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung" (Gesuch 3.205.69) durchgeführt. Den Herren V. Schmid und J. Zihler danken wir für die Hilfe bei der Herstellung der EM-Aufnahmen.

suchungen mit Phasenkontrast (Vergr. 640 und 1600 ×) wurden einzelne Polypen mit einem ca. 1 cm langen Stoloabschnitt aus der Kolonie herausgeschnitten und lebend unter einem mit Plastilinfüsschen versehenen Deckglas untersucht.

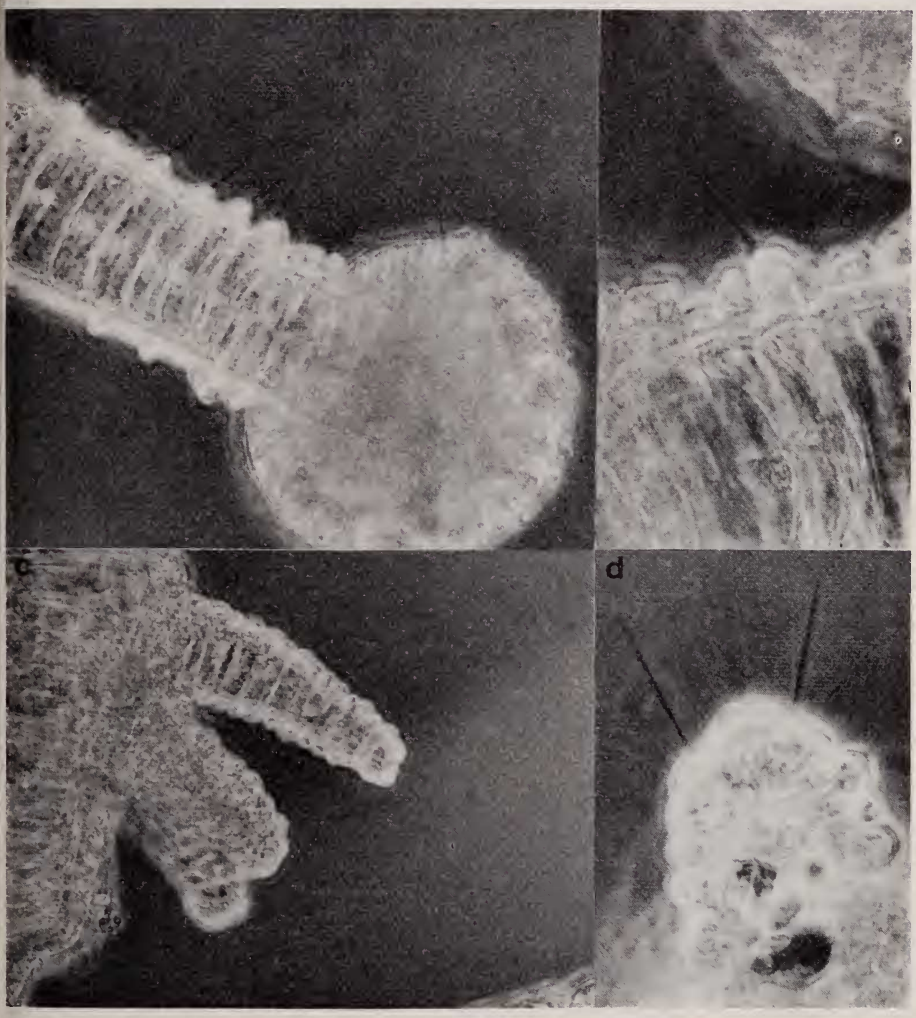

Abb. 1.

Coryne pintneri: Phasenkontrastaufnahmen von Stereocilien:

a) geknöpfter Tentakel mit Stereocilien auf der Oberseite des Tentakelschafts und in der Nesselbatterie (205 ×).

b) einzelnes Stereocilium auf dem Schaft eines geknöpften Tentakels (478 ×).

c) 3 filiforme Tentakel mit Stereocilien (184 ×).

d) Spitze eines filiformen Tentakels mit Stereocilien (318 ×).

Die für die elektronenoptischen Untersuchungen bestimmten Polypen *(Coryne pintneri)* wurden zuerst in einer Wachsschale so zerlegt, dass das eine Fragment den basalen Teil des Polypen mit den filiformen Tentakeln, der andere den distalen mit den geknöpften Tentakeln umfasst (Abb. 2). Diese Fragmente wurden mit Glutaraldehyd (1 h) und Osmiumtetroxyd (1 h) fixiert und in Durcupan (Fluka AG) eingebettet.

3. Resultate

Die photomikroskopische Inspektion aller drei Arten hat gezeigt, dass die filiformen Tentakel, die keine Nematocyten enthalten, mit einer variierenden Zahl (5—15 je Tentakel) von langen, freistehenden und unbeweglichen Cilien

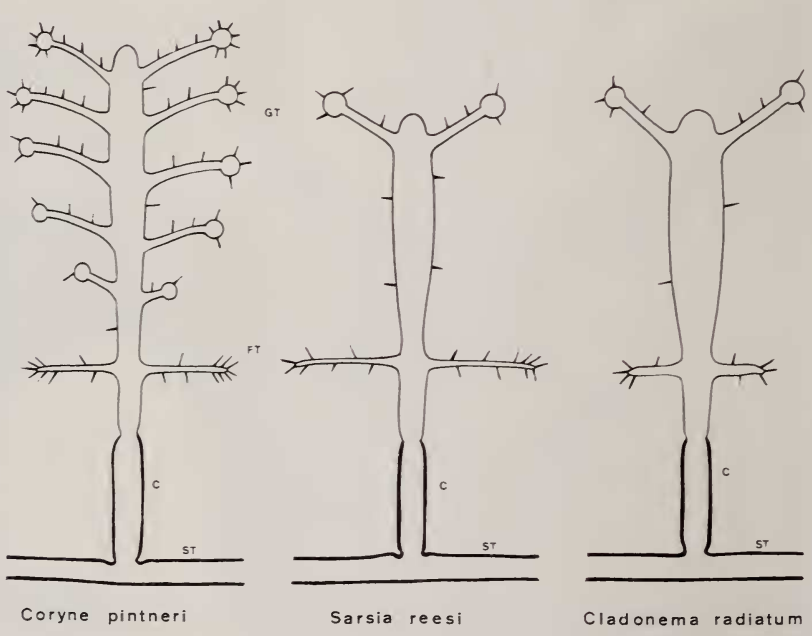

Abb. 2.

Verteilung der Stereocilien auf dem Polypenkörper.
(C = Caulus, FT = filiforme Tentakel, GT = geknöpfte Tentakel, ST = Stolonen).

besetzt sind (Abb. 1 *c*, *d*; Abb. 3). Ausser auf den filiformen Tentakeln finden sich diese Stereocilien auch vereinzelt an der über den filiformen Tentakeln liegenden Rumpfsäule, sowie in grösserer Zahl an den geknöpften Tentakeln

(Abb. 1 *a*, 2). Besonders dicht stehen sie dort auf der Oberseite des Tentakelschaftes (Abb. 1, *a*) und zwischen den Nematocyten der keulenförmingen Tentakelspizen. Sie ragen deutlich über die viel kürzeren Cnidocile der Nematocyten heraus. Am basalen Teil des Polypen und an den von einem dicken Perisarc überzogenen

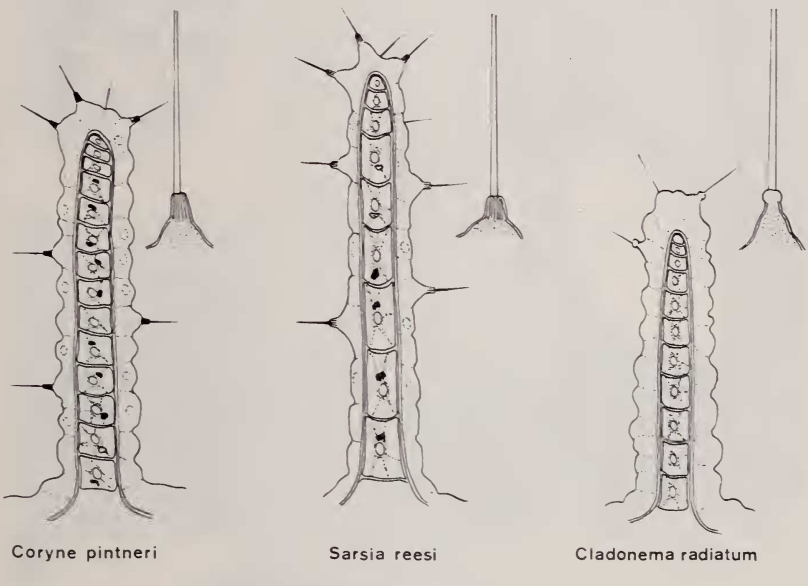

Abb. 3.

Bau und Anordnung der Stereocilien auf den filiformen Tentakeln.

Stolonen fehlen vergleichbare Strukturen. Es handelt sich hier zweifellos um die schon von Schulze (1873) für *Sarsia* erwähnten „Palpocilien" und die von Jickeli (1883) bei *Cladonema* gefundenen „Stiftzellen".

Der über die Epitheloberfläche hinausragende Teil des Ciliums ist 7—8 × länger als das Cnidocil der Nematocyten und erreicht bei *Coryne* 30—70 μ, bei *Sarsia* 50—60 μ und bei *Cladonema* 45—55 μ. Der Durchmesser seiner Basis liegt im Grössenbereich von 0.3—0.4 μ. Das Cilium entspringt, wie äusserlich feststellbar ist (Abb. 1 *b*, 3), einem konischen *(C. pintneri, S. reesi)* oder einem kugelförmigen *(Cl. radiatum)* Sockel.

Die Rekonstruktion (Abb. 5) dieser Cilienzellen aufgrund elektronenmikroskopischer Schnitte (Abb. 4) ist noch lückenhaft. Der Zellkörper der meist rechtwinklig zur Mesoglöa stehenden, länglichen Cilienzelle wird von einer benachbarten Epithelzelle ganz umschlossen. Es gibt mehrere Hinweise dafür, dass die Epithelzelle von der Cilienzelle durchstossen wird (Abb. 4 *c*). Basale

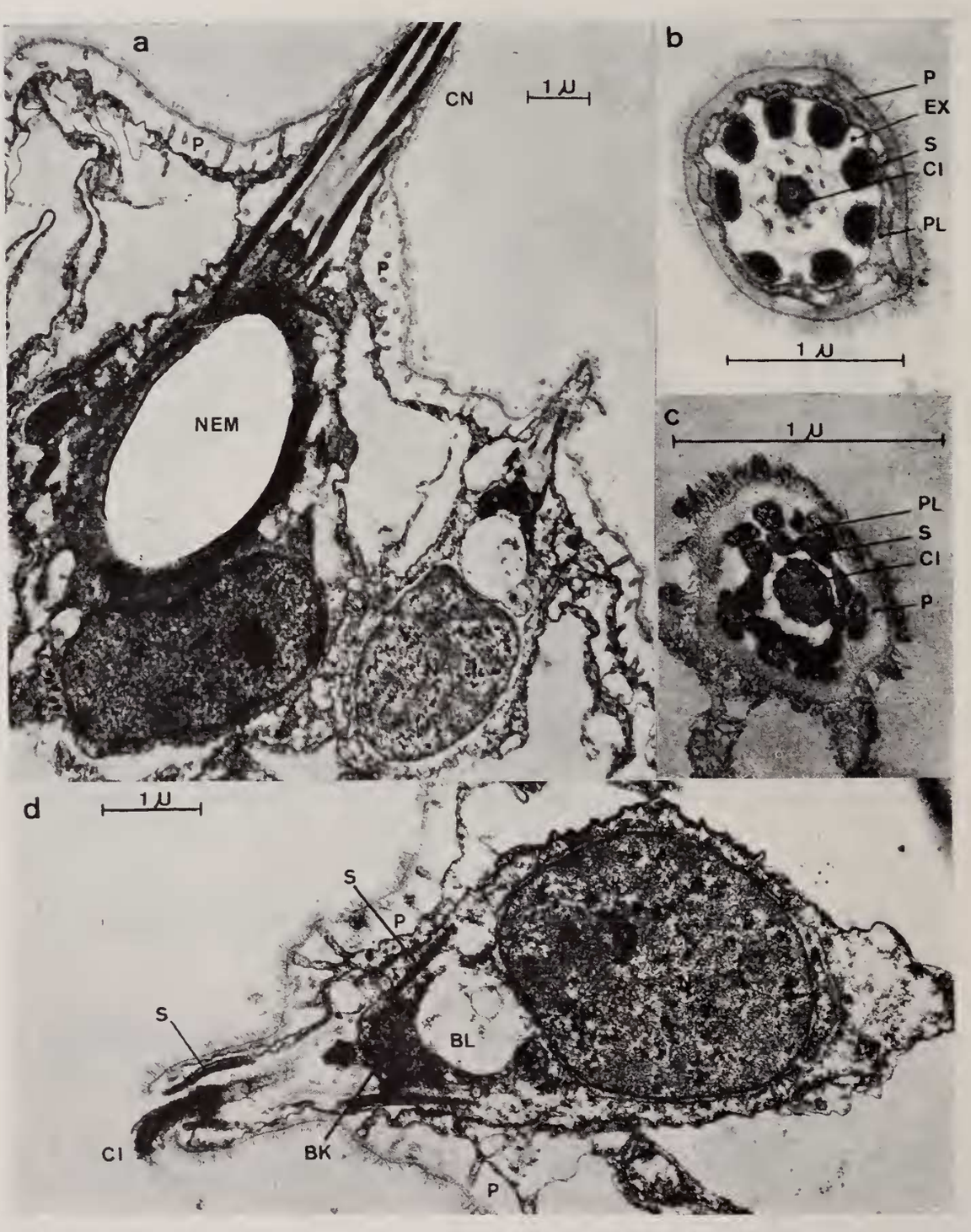

Abb. 4.

a) links: Nematocyte mit Cnidocil; rechts: Cilienzelle aus dem geknöpften Tentakel von *Coryne pintneri.*

b) Querschnitt durch die Basis des Cnidocils einer Stenothele von *Coryne pintneri.*

c) Querschnitt durch den Ciliensockel einer Cilienzelle von *Coryne pintneri.*

d) Paramedianer Längsschnitt durch eine Cilienzelle aus dem filiformen Tentakel von *Coryne pintneri.* BK = Basalkörper, BL = Blase, Cl = Cilium, CN = Cnidocil, EX = extracellulärer Raum, N = Nucleus, NEM = Nematocyste, P = Perisarc, PL = Plasma der Hüllzelle, S = Stäbchen.

Fortsätze oder synaptische Kontakte mit Neuronen konnten bis jetzt nicht nachgewiesen werden.

Der im Zentrum der Zelle lokalisierte Kern ist apikal meist leicht eingedällt (Abb. 4 *d*). In dieser Eindällung liegt eine stets vorhandene, optisch leere, blasenförmige Vakuole, die von einem Körper überdacht ist, der wahrscheinlich

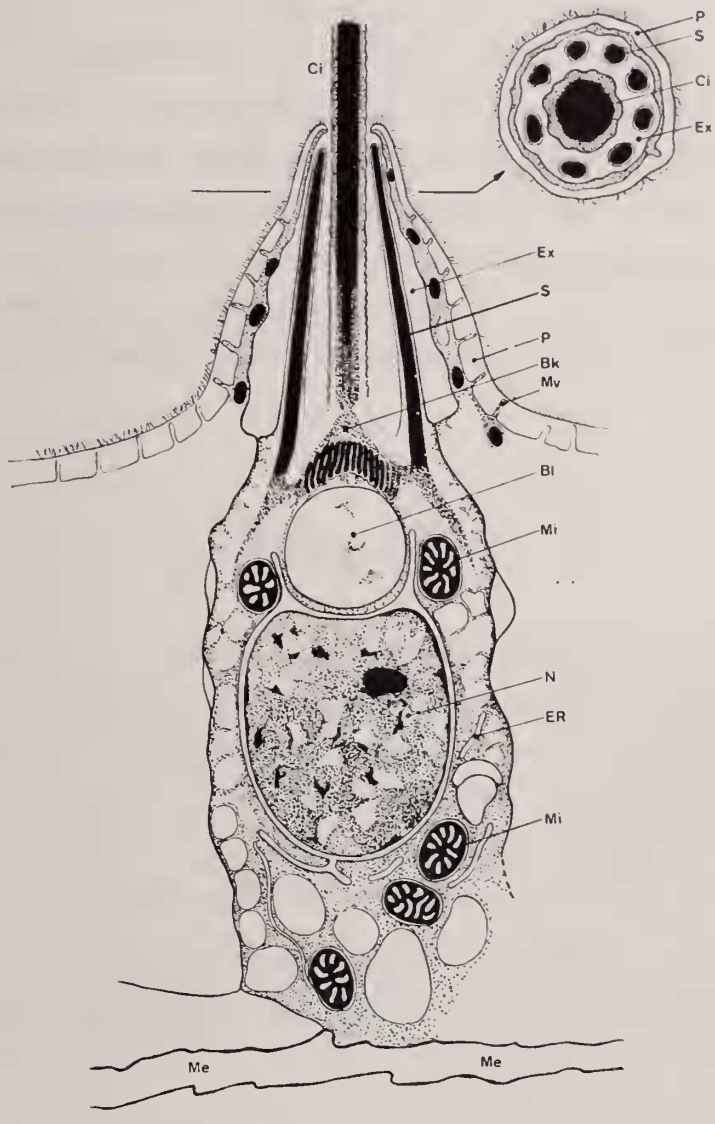

Abb. 5.

Rekonstruktion der Cilienzelle von *Coryne pintneri*. (Bk = Basalkörper des Ciliums, Bl = Blase, Ci = Cilium, ER = endoplasmatisches Reticulum, Ex = extracellulärer Raum, Me = Mesoglöa Mi = Mitochondrien, Mv = Microvilli, N = Kern, P = Perisarc, S = Stützstäbchen).

mit dem Basalkörper des Ciliums identisch ist. Aufschlussreiche Bilder über die Feinstruktur des elektronendichten Cilienschafts stehen noch aus. Deutliche Randfibrillen, wie sie auf Schnitten des Cnidocils (Abb. 4 *b*) deutlich in Erscheinung treten, scheinen beim Stereocilium (Abb. 4 *c*) zu fehlen. Die Basis des Ciliums ist von einem Kranz von 9 konisch angeordneten kompakten Stäbchen umgeben, die einen Durchmesser von 0.2—0.25 μ haben und sich seitlich des Basalkörpers und der Blase tief im Cytoplasma verankern. Der freistehende Teil der von der

Zellmembran umhüllten Stäbchen ragt in einen extracellulären Raum hinein, der von einem konisch aufgeworfenen Teil der benachbarten Hüllzelle umschlossen wird (Abb. 5). Es handelt sich dabei um den lichtoptisch deutlich in Erscheinung tretenden „Sockel" des Ciliums (Abb. 1 *b*, 3).

Das Cytoplasma der Cilienzelle ist reich an Mitochondrien, von denen ein Teil ringförmig um die über dem Kern liegende, grosse Vakuole angeordnet ist. Ein meist glattes, aber nicht sehr ausgedehntes ER und Golgi-Apparate sind vorhanden. Die Basis der Zelle ist durch die Anwesenheit vieler optisch leerer Vakuolen gekennzeichnet, die mit einer dichtstehenden Population von Mitochondrien durchsetzt sind. Die Vakuolen drängen sich besonders dicht entlang der Zellmembran. Ob es sich dabei um synaptische Bläschen handelt, sei vorläufig dahingestellt. Die Feinstruktur der epidermalen Hüllzelle ist noch nicht im Detail untersucht. Sie unterscheidet sich aber deutlich von derjenigen der trivialen, stark vakuolisierten Epidermiszellen der filiformen oder geknöpften Tentakel.

4. Diskussion

Ob es sich bei den beschriebenen Cilienzellen von *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* und *Cladonema radiatum* tatsächlich um Mechanorezeptoren handelt, können selbstverständlich erst elektrophysiologische Untersuchungen entscheiden. Für die postulierte Funktion spricht die Tatsache, dass am Körper dieser Polypen eine weitgehende Übereinstimmung zwischen der Empfindlichkeit gegenüber Berührungsreizen einerseits und der Verteilung der Cilienzellen (Abb. 2) andererseits festgestellt werden konnte. Ausserdem zeigen sie eine grosse Aehnlichkeit mit Mechanorezeptoren, wie sie für Plathelminthen (Macrae, 1967; Lyons, 1969), Anneliden (Dorsett und Hyde, 1969; Storch und Welsch, 1969) oder Insekten (Thurm, 1970) beschrieben wurden.

Wir vermuten, dass die Cilienzelle zusammen mit der sie umhüllenden Epithelzelle eine Funktionseinheit darstellt, und zwar in ähnlicher Weise, wie dies z.B. für die campaniformen Sensillen der Halteren von Fliegen der Fall ist (Kuwabara, 1967; Thurm, 1970). Dort wird die modifizierte Cilienzelle von der tormogenen und trichogenen Zelle umfasst. Die Untersuchung der Feinstruktur und der zwischen der Cilienzelle und der Epithelzelle herrschenden strukturellen Beziehungen sind im Gange.

Auffallend ist die strukturelle Übereinstimmung des ciliären Anteils der Rezeptorzelle (Abb. 4 *c*) mit dem Cnidocil (Abb. 4 *a*, *b*) der Nematocyten (Slautterback, 1967). In beiden Fällen steht das Cilium inmitten eines Kranzes von konisch angeordneten Stäbchen. Slautterback, (1967), der die Feinstruktur der Nematocyten und des Cnidocils von *Hydra* eingehend beschreibt, bezeichnet

diese stäbchenförmigen Gebilde als „Stereocilien". Wir neigen zur Auffassung, dass es sich sowohl im Fall der Nematocyten wie im Fall der Rezeptorzelle nicht um Strukturen mit ciliärem Charakter handelt und bezeichnen sie deshalb vorläufig als „Stäbchen". LENTZ (1966) nennt sie „supporting rods".

Diese nicht übersehbare Übereinstimmung im Feinbau beider Ciliärapparate legt die Vermutung nahe, beide hinsichtlich ihrer Funktion so verschiedenen Zellen, Nematocyte und Sinneszelle, könnten einen nicht allzuweit zurückliegenden, gemeinsamen stammesgeschichtlichen Ursprung haben. Ist die Nematocyte eine spezialisierte Form eines primitiven Mechanorezeptors ? Man könnte noch weiter gehen und fragen, ob bei den Hydroidpolypen, die wie z.B. *Hydra* im Ektoderm keine Cilienzellen im Sinne der hier beschriebenen aufweisen, nicht die Nematocyten mit ihrem Cnidocil die Funktion von Mechanorezeptoren übernehmen. Die funktionelle Bedeutung ginge damit weit über die der Koordination der Nematocyten-Entladungen hinaus (vergl. SLAUTTERBACK, 1967).

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Ektoderm der filiformen und geknöpften Tentakel und des Rumpfes der Polypen von *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* und *Cladonema radiatum* enthält Cilienzellen, die vermutlich die Funktion von Mechanorezeptoren ausüben.
2. Die Feinstruktur dieser von einer epithelialen Hüllzelle umschlossenen Cilienzelle wird beschrieben.
3. Es wird auf die strukturellen Übereinstimmungen zwischen dem Ciliärapparat der Sinneszelle und demjenigen der Nematocyten (Cnidocil) hingewiesen.

SUMMARY

1. The ectoderm of the filiform and capitate tentacles and of the body column of the polyps of *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* and *Cladonema radiatum* contains ciliary cells, which probably act as mechanoreceptors.
2. The fine structure of these cells, which are imbedded in an epithelial cell, is described.
3. The authors emphasize the striking similarity between the ciliary apparatus of both sensory cells and nematocytes (cnidocil).

Résumé

1. L'ectoderme des tentacules filiformes et capités de la colonne des polypes de *Coryne pintneri*, *Sarsia reesi* et *Cladonema radiatum* contient des cellules ciliaires qui jouent probablement le rôle de mécanorécepteurs.
2. Les auteurs décrivent la structure fine de ces cellules, qui sont incluses dans des cellules épithéliales.
3. Il y a une similarité frappante entre l'appareil ciliaire des cellules sensorielles et celui des nématocystes (cnidocil).

LITERATUR

Dorsett, D. A. und R. Hyde. 1969. *The fine Structure of the Compound Sense Organs on the Cirri of Nereis diversicolor*. Z. Zellforsch. 97: 518—527.

Jickeli, C. 1883. *Der Bau der Hydroidpolypen*. Morph. Jahrb. 8: 580—680.

Kuwabara, M. 1967. *The Fine Structure of the Campaniform Sensillum on the Haltere of the Fleshfly Boettcherisca peregrina*. J. Electron Microscopy 16: 302—312.

Lentz, Th. L. 1966. *The Cell Biology of Hydra*. North Holland Publ. Co. Amsterdam.

Lyons, K. M. 1969. *Sense Organs of Monogenean Skin Parasites ending in a Typical Cilium*. Parasitology 59: 611—623.

Macrae, E. K. 1967. *The fine Structure of Sensory Receptor Processes in the Auricular Epithelium of the Planarian Dugesia tigrina*. Z. Zellforsch. 82: 479—494.

Schulze, F. E. 1873. *Über den Bau von Syncoryne sarsii (Lovèn) und der zugehörigen Meduse Sarsia tubulosa*. Leipzig.

Slautterback, D. B. 1967. *The Cnidoblast-Musculoepithelial Cell Complex in the Tentacles of Hydra*. Z. Zellforsch. 79, 296—318.

Storch, V. und U. Welsch, 1969. *Zur Feinstruktur des Nuchialorgans von Eurythoe complanata (Pallas) (Amphiniomidae, Polychaeta)*. Z. Zellforsch. 100: 411—420.

Stössel, F. und P. Tardent, 1971. *Die Reaktionsmuster von Coryne pintneri und Sarsia reesi (Athecata, Capitata) auf Berührungsreize*. Rev. Suisse Zool. 78, 689—697.

Thurm, U. 1970. *Untersuchungen zur funktionellen Organisation sensorischer Zellverbände*. In: Verh. Deutsch. Zool. Ges. 64, 79—88. Gustav Fischer Verlag.